© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tragedienste gegen Nahrung: Ameisen als Frucht- und Samenverbreiter

Veronika MAYER

Abstract: Exchange transport service against nourishment: Ant dispersal of fruits and seeds. – Seed dispersal is an important stage in the life history of plants. Many cases of seed dispersal are mutualisms between plants and animals involving one mobile and one sedentary partner. The animals disperse seeds or fruits and in exchange obtain a reward. Mutualistic seed dispersal commonly involves vertebrate animals, such as mammals, birds, or even fish. Rarer is seed dispersal mediated by invertebrates. Among invertebrates, ants are the major group that disperses seeds and fruits of plants. Most cases of ant dispersal involve diaspores (= the dispersed unit) with a lipid rich appendage, the elaiosome, which induces diaspore removal by ants. Typically, the intact diaspore is taken and carried to their nests, where the elaiosome is removed and eaten. Myrmecochory is known from more than 80 plant families involving over 3000 species worldwide. This chapter will focus on the geographic distribution of the myrmecochorous syndrome, the characteristics of myrmecochorous seeds and fruits and the convergent evolution of the elaiosome, the dispersal distance, the chemistry of the elaiosome and its importance as food source for ant populations and demography, the phenology of temperate myrmecochorous plants and their synchronisation with ant activity, and the effect of ant-dispersal on plant species composition.

Key words: Myremecochory, ant-mediated seed dispersal, elaiosome, benefits for ants.

Einleitung

Die Ausbreitung von Früchten und Samen (auch „Verbreitungseinheiten“ oder „Diasporen“ genannt) ist eine kritische Phase im Lebenszyklus einer Pflanze, kommt es doch darauf an, eine geeignete Stelle für die erfolgreiche Keimung und Etablierung der nächsten Generation zu finden, damit der Fortbestand der Population gesichert ist. Oft basiert die Frucht und Samenverbreitung auf einer Tier-Pflanze Interaktion, mit Tieren als mobiler Tragepartner. Verglichen mit Wirbeltieren wie Vögeln und verschiedensten Säugetieren (Fledermäuse, Affen, etc.), spielen Insekten eine äußerst geringe Rolle bei der Ausbreitung. Mit einer Ausnahme: den Ameisen. In manchen Gegenden gehören Ameisen mit zu den wichtigsten Frucht- und Samenverbreitern in terrestrischen Ökosystemen (Abb. 1). Rutger Sernander, ein schwedischer Naturforscher, erkannte als erster die Bedeutung der Diasporenausbreitung durch Ameisen. Seine 1906 erschienene Monographie der ameisenverbreiteten Früchte und Samen Mitteleuropas und des Mediterranraums gehört noch immer zu den umfangreichsten Arbeiten für diese Region.

Auf SERNANDER (1906) gehen auch die beiden Termini „Myrmekochorie” und „Elaiosom” zurück. Laut Definition sind alle Früchte und Samen (Diasporen), die aufgrund von speziellen Adaptationen von Ameisen vertragen werden „myrmekochor“ (μύρμηξ = Ameise, χωρειν = sich verbreiten). Diese speziellen Adaptationen sind in den meisten Fällen verschiedengestaltige zumeist fetthaltige Anhängsel oder „Elaiosomen“ (ελαιον = Fett, σωμά = Körperchen) (Abb. 2), in einigen Fällen ist auch nur eine Zellschicht mit fetthaltigen Zellen vorhanden (z.B. *Puschkinia*, *Ornithogalum*, siehe BRESINSKY 1963). Die Ameisen transportieren die Diasporen in ihr Nest, wo das nährstoffreiche Anhängsel verzehrt wird. Danach werden sie einige Zeit im Nest in Abfallkammern deponiert oder sofort außerhalb des Nestes auf Abfallhalden abgelegt. Die Attraktivität des Elaiosoms wurde bereits von SERNANDER (1906) experimentell eindrucksvoll nachgewiesen.

Zur Myrmekochorie nicht dazugerechnet wird die Verschleppung von Früchten und Samen durch körnerfressende Ameisen (granivore Ernteameisen oder „harvester ants“), die vor allem in Wüsten- und Trockengebieten Nord-Amerikas, Australiens und Afrikas vorkommen und dort dominante Faunenelemente sind (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Ernteameisen der Gattung *Messor* sind auch in den südlichen und östlichen Ländern Europas nicht selten und erreichen im Osten Österreichs den Rand ihres Verbreitungsgebietes. Körnerfressende Ameisen sammeln auch Diasporen ohne spezielle Adaptationen. Da bei der Mehrzahl der gesammelten

Denisia **25**,
zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen
Neue Serie **85** (2009): 107–118

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at



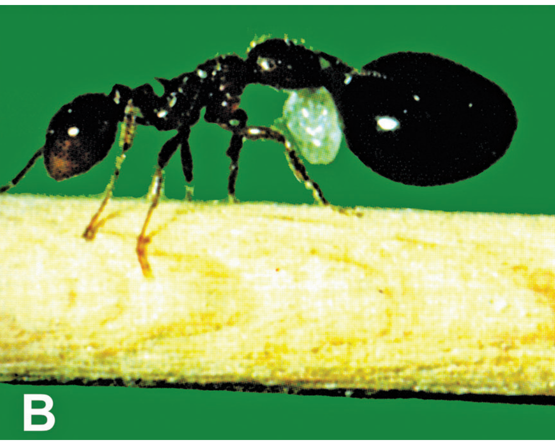


Abb. 1: *Formica rufa* mit Früchten des Borretsch (*Borago officinalis*) (A), und *Myrmica rubra* mit einem Lerchensporn-Samen (*Corydalis cava*) (B).

Diasporen der Embryo zerlegt und an die Larven verfüttert wird (TEVIS 1958, DAVIDSON 1982), sind die meisten der von den Ernteameisen vertragenen Diasporen für den Weiterbestand der Pflanzenpopulation verloren. Nur ein kleiner Teil der Samenbeute geht auf dem Weg ins Nest versehentlich verloren (DETRAIN & TASSE 2000), oder wird unversehrt auf die Abfallhalden des Nests gebracht, und kann abseits der Mutterpflanze keimen (ARONNE & WILCOCK 1994, WOLFF & DEBUSSCHE 1999)

Im folgenden Text werden die Charakteristika myrmekochorer Diasporen, die durchschnittlichen Verbreitungsdistanzen, die Bedeutung der Elaiosomen als Nahrung für die Ameisen sowie die wichtigsten Adaptationen seitens der Pflanzen beschrieben, um diese Variante der Ameisen-Pflanzen Interaktion etwas näher zu bringen.

Geographische Verbreitung der Myrmekochorie

Frucht- und Samenverbreitung durch Ameisen ist weltweit zu finden, vor allem aber in den Trockengebieten Australiens (BERG 1975), im südafrikanischen Fynbos (BOND et al. 1991), im Mediterranraum (BAIGES et al. 1991), in den laubabwerfenden Wäldern der gemäßigten Zonen Europas und Nordamerikas (SERNANDER 1906, BEATTIE & CULVER 1981) und, wenngleich selten, in südamerikanischen Tropenwäldern (HORVITZ & BEATTIE 1980). Ungefähr 3000 Pflanzenarten weltweit aus mehr als 80 verschiedenen Pflanzenfamilien sind ameisenverbreitet (BEATTIE & HUGHES 2002). In Österreich hat KRÜCKL (2001) 89 myrmekochore Arten aus 42 Gattungen und 22 Familien gefunden (Tabelle 1), etwa ebenso viele sind aus Japan bekannt (NAKANISHI 1994). Wesentlich mehr ameisenverbreitete Pflanzenarten kommen in Australien (ca. 1500 Spezies, BERG 1975) oder im Kapgebiet Südafrikas (ca. 1300 Spezies, MILEWSKI & BOND 1982) vor. Der Anteil myrmekochorer Pflanzenarten in manchen Ökosystemen ist beachtlich. Nach SERNANDER (1906) sind ungefähr 40% der Pflanzen der Krautschicht in temperaten Wäldern myrmekochor (Abb. 3), in australischen Sklerophyllwäldern und dem Busch sind es sogar 30-50% der gesamten Flora (WESTOBY & RICE 1981).

Tabelle 1. Anzahl der bekannten myrmekochoren Pflanzenarten weltweit und ihre Verteilung in Pflanzenfamilien und -gattungen.

Region	Arten	Familien	Gattungen	Quelle
Australien	ca. 1500	24	87	BERG 1975, SERVIGNE 2008
Südafrika (Fynbos)	ca. 1300	78	29	MILEWSKI & BOND 1982, SERVIGNE 2008
Mitteleuropa gesamt	ca. 156	29	48	SERNANDER 1906, SERVIGNE 2008
Österreich	ca. 89	22	42	KRÜCKL 2001

Charakteristika myrmekochorer Diasporen

Fast alle myrmekochoren Früchte und Samen besitzen ein Elaiosom, einen fleischigen und nährstoffreichen Auswuchs. Elaiosomen können bei Samen, Früchten oder Teilfrüchten (z.B. bei Boraginaceae wie *Pulmonaria* und *Symphytum*) vorkommen und verschiedenste morphologische Herkünfte haben (siehe Tabelle 2, Abb. 4). Sie können von unterschiedlichen Teilen des Samens, der Frucht oder sogar von Blütengewebe gebildet werden (BRESINSKY 1963, BOESEWINKEL & BOUMAN 1984). Das Elaiosom ist in verschiedensten Pflanzentaxa mehrmals unabhängig voneinander entstanden und ist daher ein gutes Beispiel für die konvergente Evolution einer funktionell wichtigen Struktur (BEATTIE 1985, DUNN et al. 2007). Außerdem besitzen die meisten myrmekochoren Diasporen eine mechanisch sehr widerstandsfähige Testa (RODGERSON 1998) oder sonstige verholzte Strukturen (MAYER & SVOMA 1996, KRÜCKL 2001), um den Samen selbst vor dem Gefressenwerden zu schützen.

Hinsichtlich ihrer Größe unterliegen myrmekochore Diasporen einem Selektionsdruck. Ameisen können

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 2: Samen des (A, B) Schöllkrauts (*Chelidonium majus*) und des (C, D) Hohlen Lerchensporns (*Corydalis cava*). Die weißen Anhängsel an den schwarz glänzenden Samen sind die Elaiosomen. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen (B, D) zeigen die Samen mit ihren Anhängseln im Detail. Fotos A und C: A. Weber.

aufgrund ihrer Körpergröße keine zu großen Diasporen (>100mg) vertragen, sind sie jedoch zu klein (<0,1 mg), werden sie nicht mehr als potentielle Futterquelle erkannt und ignoriert (Davidson 1978, Retana & Cerda 1994, Kaspari 1996, Detrain & Pasteels 2000, Willott et al. 2000, Garrido et al. 2002, Heredia & Detrain 2005). Außer der Größe und dem Gewicht scheint auch das Verhältnis Elaiosom/Diasporengewicht eine Rolle für die Attraktivität zu spielen, wenn auch die Ergebnisse diesbezüglicher Untersuchungen widersprüchlich sind. Manche Autoren stellten fest, dass die Vertrageeffizienz der myrmekochoren Früchte und Samen positiv mit der Größe des Elaiosoms korreliert (Gunther & Lanza 1989, Oostermeijer 1989, Hughes & Westoby 1992, Mark & Olesen 1996, Bas et al. 2007, Servigne & Detrain 2008), andere Arbeiten zeigten jedoch, dass die Ausbreitungsraten entweder ausschliesslich von der Samengröße (Gorb & Gorb 1995, Gorb & Gorb 2000) oder der Elaiosomengröße (Oostermeijer 1989, Mark & Olesen 1996) abhängen. Allerdings haben nur wenige myrmekochore Diasporen

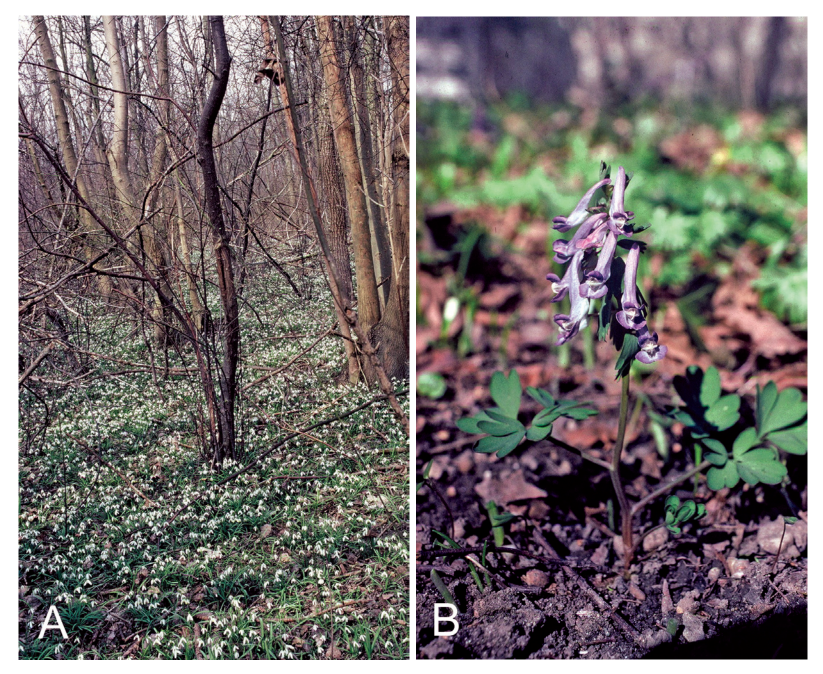


Abb. 3: (A) Massenblüte des Schneeglöckchens (*Galanthus nivalis*) im Auwald. (B) Der Hohle Lerchensporn (*Corydalis cava*), der im Frühling in lichten Laubwäldern dichte hellblau-rosa Teppiche bildet (Fotos: A. Weber).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

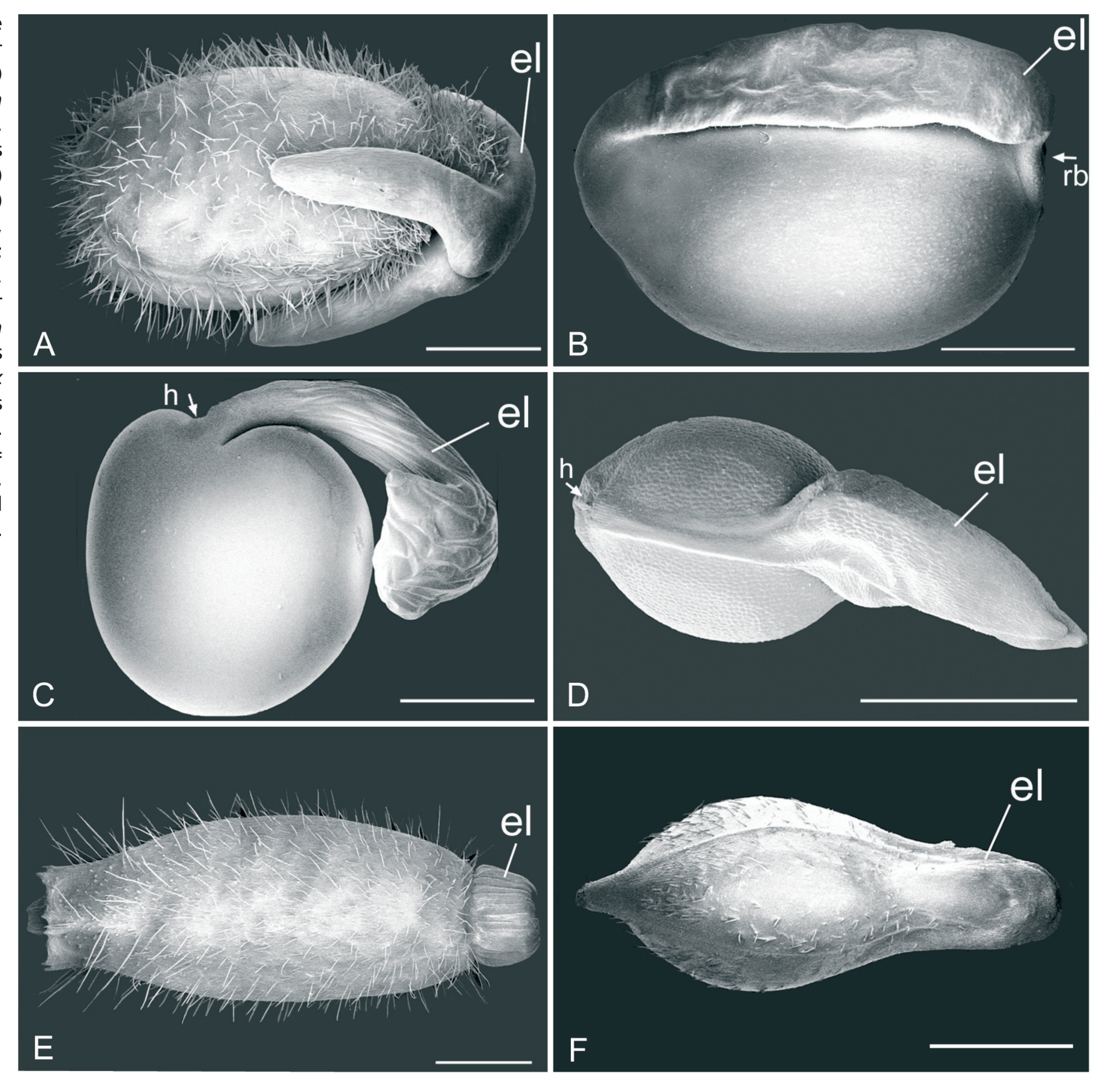


Abb. 4: Morphologie verschiedener Elaiosomen. (A) *Polygala chamaebuxus*, Auswuchs des Exostoms; (B) *Helleborus niger*, (C) *Corydalis cava*, Auswuchs der Raphe; (D) *Luzula luzulina*, Auswuchs der Chalaza; (E) *Knautia arvensis*, Auswuchs des Epicalyx; (F) *Carex digitata*, Auswuchs der Basis des Utriculus. Maßstab: 1mm, el = Elaiosom, h = Hilum, rb = Leitbündel (raphal bundle).

große Elaiosomen. Obwohl größere Elaiosomen einen größeren Nahrungsgewinn pro Sammelaktivität bedeuten (relativ zum Energieverlust durch den Weg und die vermehrte Trageaktivität), bevorzugen Ameisen Diasporen, die kompatibel sind mit ihrer optimalen Mandibelspannweite (GORB & GORB 1995). Daher bevorzugen verschieden große Ameisenarten auch verschiedene Frucht- und Samengrößen (GORB & GORB 1999a). In Mitteleuropa beträgt das Elaiosom zwischen 4-10% des Diasporengewichts (MAYER et al. 2005). Dieses Verhältnis scheint eine angemessene Energieinvestition für beide Partner darzustellen und für die Pflanzen den Verbreitungserfolg zu sichern.

Wie weit verschleppen Ameisen myrmekochore Diasporen?

Die Größe der tragenden Ameisen beeinflusst nicht nur die Wahl der Diaspore, sondern auch die Verbreitungsdistanz. Kleine Ameisen scheinen das Elaiosom in situ zu fressen, während größere Ameisen die komplette Diaspore in ihr Nest eintragen (PUDLO et al. 1980, AULD 1986, PASSOS & OLIVEIRA 2002). Große und kleine Diasporen wurden in den Nestern von großen Ameisen wie *Formica polyctena* gefunden, während in Nestern der kleineren *Lasius fuliginosus* ausschliesslich kleine Diasporen (z.B. *Ballota nigra* und *Chelidonium majus*) gefunden wurden (GORB & GORB 2003). Auf dem Weg ins Nest werden die großen Diasporen von kleineren Ameisen oft versehentlich fallengelassen, von größeren hingegen nicht. Auch hinsichtlich Körpergröße der Ameisen und Diasporengröße gibt es Korrelationen. Bei Feldexperimenten mit der relativ großen Art *Formica polyctena* fanden GORB & GORB (1999a), dass 8-10% der größeren Samen fallengelassen wurden (z.B. *Asarum europaeum*) und 20-100% der kleinen Samen (z.B. *Chelidonium majus*). Sie korrelieren dieses Phänomen mit der Kopfbreite der verbreitenden Ameisenart und schließen daraus, dass Ameisen bevorzugt Diasporen verbreiten, die für ihre Mandibelweite optimal ist.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Eine Metaanalyse mit 23 Ameisengattungen, 24 myrmekochoren Pflanzenarten und 24 Habitaten auf 6 Kontinenten zeigte, dass es einen klaren Zusammenhang zwischen Körpergröße und Verbreitungsdistanz gibt (NESS et al. 2004). Generell nimmt die Verbreitungsdistanz der myrmekochoren Früchte und Samen mit zunehmender Ameisengröße häufig zu (GÓMEZ & ESPADALER 1998a, AULD & DENHAM 1999, PUDLO et al. 1980, NESS et al. 2004, PFEIFFER et al. 2004). Die Distanzen, von denen ausgegangen werden kann, sind jedoch vergleichsweise gering. Die Unterfamilien Formicinae and Dolichoderinae verbreiten die myrmekochoren Diasporen über größere Distanzen (0.02-77 m) als Myrmicinae und Ponerinae (0.01 - <21 m) (GÓMEZ & ESPADALER 1998b). Die mittlere globale Verbreitungsdistanz aufgrund von Literaturdaten beträgt 0.96m, der Rekord waren bisher 180m in Trockengebieten Australiens für *Iridomyrmex* sp. und *Acacia ligulata* Samen (WHITNEY 2002). Solche Strecken sind für myrmekochore Diasporen jedoch eher die Ausnahme. 89% der beobachteten Verbreitungsdistanzen weltweit bewegen sich zwischen 0-2m (GÓMEZ & ESPADALER 1998b).

Welche Ameisen sind an der Ausbreitung beteiligt?

Frucht- und samenverbreitende Ameisen kommen ebenfalls weltweit vor und nach derzeitigem Stand der Kenntnisse sind mehr als 47 Gattungen und 200 Arten involviert (BEATTIE 1983, GÓMEZ & ESPADALER 1997). Im temperaten Mitteleuropa sind es hauptsächlich Arten der Gattung *Lasius* (z.B. *L. fuliginosus*, *L. niger*), *Myrmica* (z.B. *M. rubra*), *Tetramorium* (z.B. *T. caespitum*) und *Formica* (z.B. *F. fusca*, *F. exsecta, F. polyctena*), die Diasporen wegtragen (SERNANDER 1906, BEATTIE 1983, GORB & GORB 2003). Im Mediterranraum sind es *Aphaenogaster-* und *Camponotus*-Arten (BOULAY et al. 2007a), in Australien *Aphaenogaster* und *Rhytidoponera* (HUGHES et al. 1994), und in den Trockengebieten Mexikos Arten der Gattung *Camponotus* (MENDOZA & CASTAÑO-MENESES 2007). Fast alle Diasporenverbreiter sind omnivor und haben ein weites Nahrungsspektrum (BEATTIE & HUGHES 2002, BOULAY et al. 2005) mit diversen Vorlieben (Honigtau oder Karnivorie).

Der Vorteil für die Ameisen: die Bedeutung des Elaiosoms als Nahrung

Bei den myrmekochoren Früchten und Samen, die aus dem Ameisennest wieder herausgetragen werden, fehlt entweder das Elaiosom ganz, oder Teile davon, oder die Zellen sind aufgerissen und ausgesaugt (Abb. 5). Das Elaiosom wird auf alle Fälle gefressen, aber von wem?

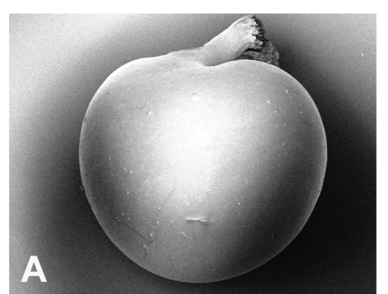
Tabelle 2. Morphologische Herkunft von Elaiosomen mit Beispielen aus der mitteleuropäischen Flora.

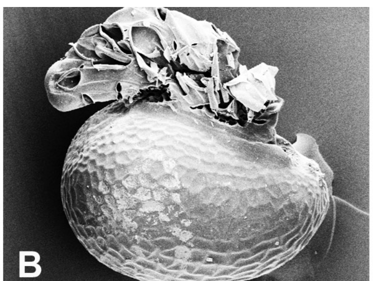
Teil der Pflanze		Art	Familie
Same	Funikulus	*Chamaecytisus austriacus*	Fabaceae
	Exostom	*Euphorbia amygdaloides* *E. cyparissias* *Polygala amara* *P. chamaebuxus* *Scilla vindobonensis*	 Euphorbiaceae Polygalaceae Hyacinthaceae
	Raphe	*Asarum europaeum* *Chelidonium majus* *Corydalis cava* *Helleborus niger*	Aristolochiaceae Papaveraceae Fumariaceae Ranunculaceae
	Raphe und Exostom	*Viola hirta, V. odorata*	Violaceae
	Chalaza	*Galanthus nivalis* *Leucojum vernum* *Luzula luzulina, L. pilosa*	Amaryllidaceae Juncaceae
	Äußeres Integument	*Ornithogalum* sp. *Puschkinia scilloides*	Hyacinthaceae
	Endosperm	*Melampyrum nemorosum* *Lathraea* sp.	Scrophulariaceae
Frucht	Perikarp basis	*Borago officinalis* *Pulmonaria officinalis* *Symphytum officinale* *S. tuberosum* *Lamiastrum montanum* *Lamium. maculatum* *Hepatica nobilis*	Boraginaceae Lamiaceae Ranunculaceae
Blütenteile	Corolla	*Paritaria officinalis* *Polygonum capitatum*	Urticaceae Chenopodiaceae
	Basis des Stylus	*Carduus nutans*	Asteraceae
	Steriles Karpell	*Fedia cornucopia*	Valerianaceae
	Epikalyx	*Knautia arvensis* *K. dipsacifolia*	Dipsacaceae
	Utriclus	*Carex digitata* *C. ornithopoda*	Cyperaceae
	Steriles Ährchen	*Melica nutans*	Poaceae
	Köpfchenboden	*Centaurea cyanus*	Asteraceae

Innerhalb einer Kolonie sind die Nahrungsflüsse je nach Arbeitsaufgabe oder (bei den Larven) je nach Entwicklungsstand verschieden. Die Nahrung der Futtersucherinnen beispielsweise ist reicher an Kohlehydraten als das Futter der Innendienstarbeiterinnen (HASKINS & HASKINS 1950, GÖSSWALD & KLOFT 1956, LANGE 1967, HOWARD & TSCHINKEL 1981). Proteinreiche Nahrung wird vor allem an Larven und Königinnen verfüttert (VINSON 1968, HOWARD & TSCHINKEL 1981, SORENSON et al. 1983). HOWARD & TSCHINKEL (1981) beobachteten bei der Feuerameise *Solenopsis invicta*, dass Sojabohnenöl sowohl von Larven als auch von Arbeiterinnen gefressen wird. Je nach Zustand der Kolonie (viel oder wenig Brut, Arbeiterinnen oder Geschlechtstiere) sind die Nahrungsbedürfnisse im Laufe des Lebenszyklus einer Kolonie unterschiedlich.

HANDEL (1976) beschreibt für Laborkolonien von *Aphaenogaster rudis*, dass Larven zu den Elaiosomen gebracht werden, um daran zu fressen. Bei *Myrmica rubra*

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at





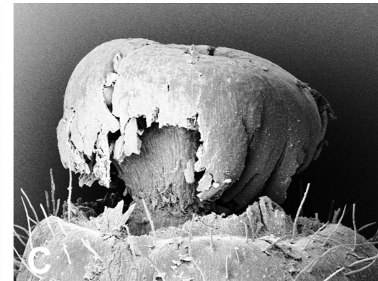


Abb. 5: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Elaiosomen, nachdem sie aus dem Ameisennest herausgebracht wurden. (A) *Corydalis cava*: das Eaiosom fehlt komplett; (B) *Chelidonium majus*: der Zellinhalt wurde konsumiert; (C) *Knautia dipsacifolia*: Teile des Elaiosoms sind herausgerissen.

Laborkolonien konnte wiederholt das Eintragen von myrmekochoren Diasporen in die Brutkammern beobachtet werden (S. Ölzant und V. Mayer, Wien; P. Servigne, Brüssel; persönliche Beobachtungen). Der Nachweis, dass Elaiosomen tatsächlich vor allem von Larven konsumiert werden, wurde in Experimenten mit *Corydalis cava* Elaiosomen erbracht, die mit dem stabilen Isotop ^{15}N markiert waren. *Corydalis cava* Elaiosomen und eine ausgewogene ^{14}C markierte „Astronautennahrung" für Ameisen (Bhatkar Diät, BHATKAR & WHITCOMB 1970) wurden *Myrmica rubra* Laborkolonien zeitgleich angeboten. Die Ergebnisse (Abb. 6) zeigten, dass die Arbeiterinnen vor allem Bhatkar Diät zu sich nahmen, während die Elaiosomen an die Larven verfüttert wurden (FISCHER et al. 2005).

Allerdings nehmen nur omnivore und carnivore Ameisen Elaiosomnahrung an. CARROLL & JANZEN (1973) schrieben daher provokativ, dass ein Elaiosom vom Standpunkt der futtersuchenden Ameise aus betrachtet nichts weiter als ein „dead insect analogue" sei. Tatsächlich finden sich beim Vergleich der Fettsäureprofile der Elaiosomen von 12 myrmekochoren australischen Pflanzenarten und den Fettsäureprofilen von Insektenbeute aus 7 verschiedenen Insektenordnungen Ähnlichkeiten beim Anteil an gesättigten und einfach ungesättigten 16-18-kettigen Fettsäuren (z.B. Ölsäure, Palmitinsäure, Palmitoleinsäure, Stearinsäure) (HUGHES et al. 1994). Bei Versuchen mit Bioessays zeigte sich, dass die beiden australischen Hauptverbreiter für myrmekochore Diasporen (*Aphaenogaster longiceps* and *Rhytidoponera metallica*) Kügelchen wegschleppen, die mit diesen Fettsäuren getränkt sind. Ameisenarten, die hauptsächlich von Nektar leben, tun dies jedoch nicht (HUGHES et al. 1994). Die Ähnlichkeit zwischen Insektenbeute und Elaiosomen und die daraus resultierende Attraktivität für omni- und carnivore Ameisen wird als eine der wichtigsten Adaptationen für die Effektivität der Myrmekochorie gewertet (HORVITZ & BEATTIE 1980, HUGHES et al. 1994, PIZO & OLIVEIRA 1998, GORB & GORB 1999b, BOULAY et al. 2005).

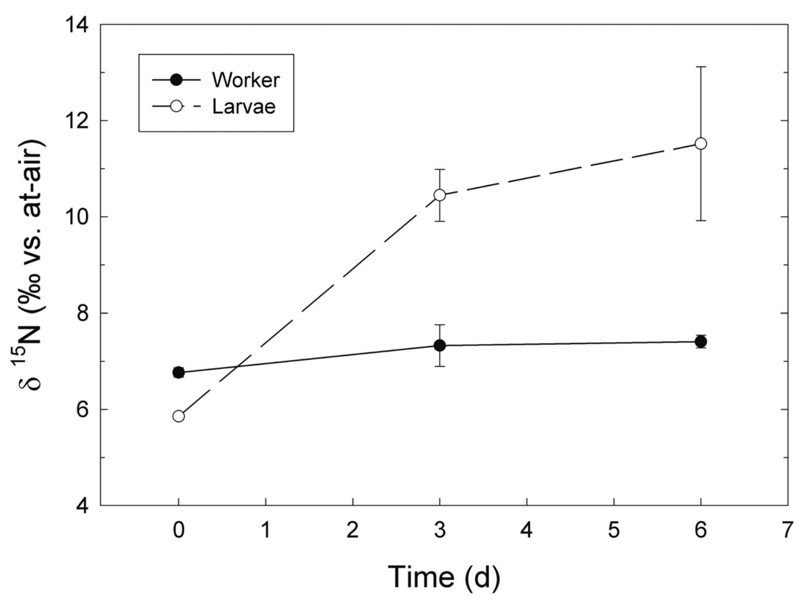


Abb. 6: Pulsexperiment mit *Myrmica rubra* und ^{15}N markierten *Corydalis cava* Elaiosomen. Die Elaiosomen wurden am Tag 0 und 1 zusammen mit Bhatkar Diät angeboten. Zwischen der ^{15}N Aufnahmerate von Larven und Arbeiterinnen wurde ein signifikanter Unterschied gefunden (aus FISCHER et al. 2005)

Die „Beute-Konvergenz"-Hypothese wird unterstützt durch den Vergleich der chemischen Zusammensetzung von Elaiosomen und Samen, die sehr unterschiedlich ist (Abb. 7). Elaiosomen beinhalten mehr leicht umsetzbare Komponenten als Samen, z. B. hatten Elaiosomen von mitteleuropäischen Pflanzenarten einen höheren Anteil an Monosacchariden als an Polysacchariden. Bei den Fettsäuren überwogen Palmitin-, Palmitolein- and Ölsäure, besonders die Ölsäure war in den Elaiosomen durchschnittlich um 2,6 mal höher als in den Samen (FISCHER et al. 2008). Der größte Unterschied fand sich jedoch bei den Aminosäuren: die Elaiosomen enthielten bis zu 7,5 mal mehr freie Aminosäuren als die jeweiligen Samen, während die Samen mehr Proteine aufwiesen. Besonders die stickstoffreichen Aminosäuren, z. B. Glutamin (C/N Verhältnis 2,5), Histidin (C/N Verhältnis 2.0), oder Arginin (C/N Verhältnis 1.5), wurden in vielen Elaiosomen in weit höheren Konzentrationen gefunden als in den jeweiligen Samen. Bei *Corydalis cava* enthalten die Elaiosomen im

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Schnitt 44.9% mehr Stickstoff pro g Trockenmasse als die dazugehörigen Samen (FISCHER et al. 2008). Verfügbarer Stickstoff ist der zentrale limitierende Faktor für Wachstum und Entwicklung bei den Insekten (HAGEN et al. 1984). Dass Elaiosomen ein Stickstofflieferant sind, mag einer der Gründe sein, weshalb sie vorwiegend an die Larven verfüttert werden (FISCHER et al. 2005).

Der Versuch, die Auswirkungen, die Elaiosomnahrung auf die Ameisenkolonien hat, auch quantitativ zu erfassen, lieferte bisher widersprüchliche Resultate. So fanden MORALES & HEITHAUS (1998) bei Laborkolonien von *Aphaenogaster rudis*, dass in den Kolonien mehr Königinnen heranwuchsen, wenn ihre Nahrung mit Elaiosomen von *Sanguinaria canadensis* (Papaveraceae), einer Annuellen in nordamerikanischen Wäldern, angereichert wurde. Spätere Untersuchungen an Labor- und Freilandkolonien zeigten jedoch eine Diskrepanz zwischen Labor und Freiland: in den Laborkolonien wuchsen bei zusätzlicher Elaiosomnahrung nach wie vor mehr Königinnen heran, während in den Freilandkolonien vor allem männliche Geschlechtstiere entstanden (BONO & HEITHAUS 2002). Bei *Myrmica ruginodis* Kolonien, die mit *Ulex europaeus* gefüttert wurden, konnte keine zahlenmäßige Zunahme der Königinnen festgestellt werden, jedoch betrug die Zunahme des Larvalgewichtes der Arbeiterinnen um 48% mehr als bei Kolonien, die keine *Ulex* Elaiosomen erhielten (GAMMANS et al. 2005). FOKUHL et al. (2007) wiederum fanden bei Freilandkolonien von *Myrmica rubra*, dass Kolonien, die als Nahrungsergänzung *Scilla bifolia* und *Corydalis cava* Elaiosomen erhielten, nach 3 Monaten zwar signifikant mehr Arbeiterinnen-Puppen hatten, jedoch weniger weibliche Geschlechtstier-Puppen als die Kontrollkolonien ohne Elaiosomen.

Nach wie vor ist nicht genau geklärt, inwiefern Elaiosomnahrung auf die Entwicklung der Larven Einfluss nimmt. Man kann nur spekulieren, dass sie wichtige, essentielle Nährstoffe enthalten (außer den oben erwähnten auch Linolensäure [BREW et al. 1989] oder Sterole [GAMMANS et al. 2005]), die nur von wenigen Insekten de novo synthetisiert werden können (DADD 1973). Dies könnte erklären, warum in Feldexperimenten, bei denen außer Depots mit *Helleborus foetidus* Samen auch Zucker, tote Insekten und Samen ohne Elaiosom angeboten wurden, viele Arbeiterinnen, die zuerst vom Zucker angelockt worden waren, zu den *Helleborus* Samen wechselten (BOULAY et al. 2005).

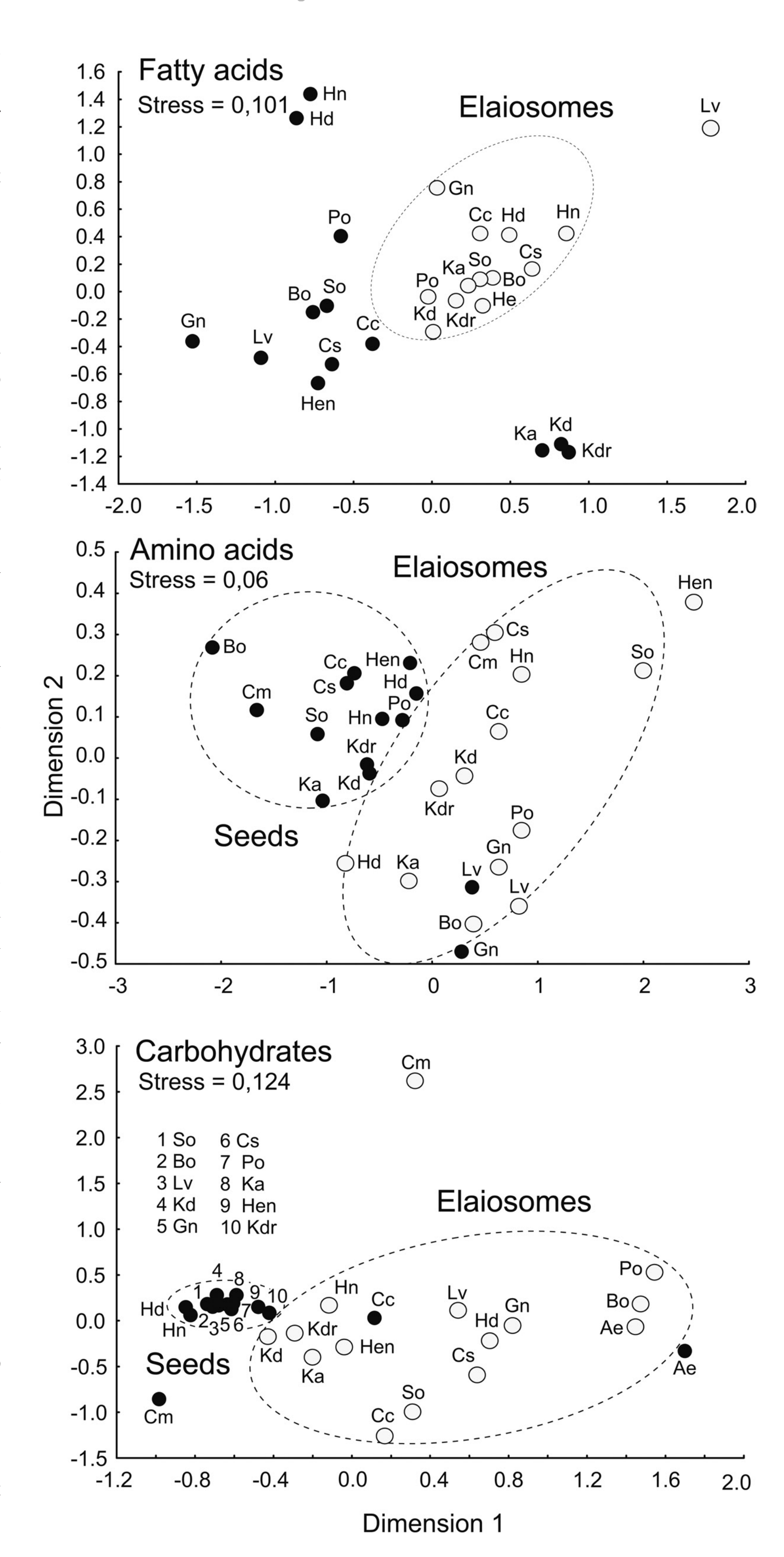


Abb. 7: Die Ähnlichkeit der chemischen Profile von Fettsäuren, Aminosäuren und Kohlehydrate von Elaiosomen und den dazugehörigen Samen von 15 mitteleuropäischen Pflanzenarten wurde mit dem Bray-Curtis Similaritätsindex berechnet und die Ähnlichkeiten bzw. Unähnlichkeiten zweidimensional dargestellt. Es zeigen sich signifikante Unterschiede zwischen Elaiosomen und Samen (aus FISCHER et al. 2008).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

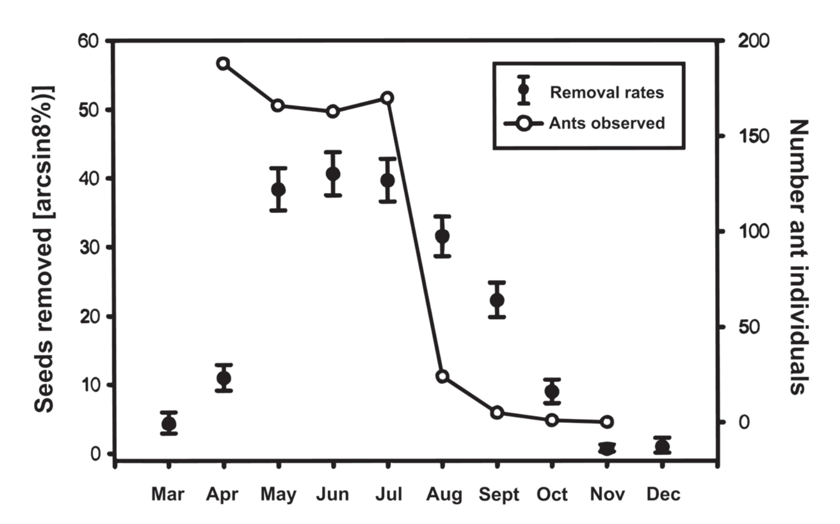


Abb: **8**: Ameisenaktivität und Ausbreitungsraten myrmekochorer Diasporen. In die Zeit der höchsten Ameisenaktivität fällt auch die Fruchtreife der meisten Myrmekochoren (aus OBERRATH 2000).

Warum tragen Ameisen die gesamte Diaspore weg und nicht nur das Elaiosom?

Diese Frage ist nach wie vor offen. Denn wird Laborkolonien von *Myrmica rubra* und *Formica rufa* das Elaiosom alleine angeboten, ziehen sie es den intakten Diasporen eindeutig vor (SERVIGNE & DETRAIN 2008, Ölzant, persönliche Beobachtung). BRESINSKY (1963) postulierte, dass eine Fettsäure, namentlich die Rizinolsäure, dafür verantwortlich sei, dass *Lasius fuliginosus* ganze Diasporen von z.B. *Viola* spp., *Veronica hederifolia*, *Melica nutans*, *Luzula* spp. in ihr Nest tragen und nicht nur das fettreiche Elaiosom, was ja ein ungleich geringerer Aufwand wäre. MARSHALL et al. (1979) hingegen fanden bei Experimenten mit *Viola odorata* und *Aphaenogaster rudis*, dass dieses Wegtrageverhalten von 1,2-Diolein, einem Diacylglycerol der Ölsäure ausgelöst wird. BOULAY et al. (2006) beobachteten bei Feldversuchen mit *Helleborus foetidus*, dass Elaiosomen mit einem größeren Anteil an freier Ölsäure für die Ameisen attraktiver waren als solche mit weniger freier Ölsäure. Das Auslösen des Trageverhaltens durch 1,2-Diolein wurde auch von SKIDMORE & HEITHAUS (1988) für *Pogonomyrmex rugosus* und Diasporen von *Hepatica americana*, und von BREW et al. (1989) für zwei australische Ameisenarten, *Rhytidoponera victoriae* und *Notonextus ectatommoides* und Diasporen von *Acacia myrtifolia* und *Tetratheca stenocarpa* bestätigt. Allerdings bemerkten diese Autoren auch, dass ein Trageverhalten außer von 1,2-Diolein auch von anderen freien Fettsäuren wie Linol-, Linolen-, Palmitin-, Palmitoleinsäure und Aminosäuren ausgelöst werden kann, wenn auch mit geringerer Intensität. Angesichts der Bedeutung der Elaiosomen als potente Nahrungsquelle für Ameisen, sollte die „Trigger-Hypothese" neu überdacht werden. Durch die Nahrungsqualität muss im Elaiosom kein Trigger vorhanden sein. Vielmehr sollte untersucht werden, warum die Mehrzahl der Ameisenarten das Elaiosom nicht vor Ort abbeissen, sondern die komplette Diaspore (Elaiosom + Same) mitnehmen obwohl dies in den meisten Fällen einen ungleich höheren Energieaufwand bedeutet.

Die Synchronisierung von Blüte und Fruchtzeit und Ameisenaktivität

Die Ausbreitung myrmekochorer Früchte und Samen kann nur effektiv sein, wenn sie erfolgt bevor Samenräuber (Vögel, Nagetiere, Schnecken) zu viele Diasporen gefressen haben. Daher ist der richtige Zeitpunkt eine Schlüsselvorraussetzung für das Gelingen dieser Ameisen-Pflanzen Interaktion. Der Zeitpunkt der Frucht- oder Samenreife kann mit den Höhepunkten der Ameisenaktivität auf Jahreszeitebene (OBERRATH (2000) bzw. von OBERRATH & BÖHNING-GAESE 2002) oder auf Tageszeitebene (BOULAY et al. 2007b) zusammentreffen. Leider sind Studien zur Synchronisierung der Aktivitäten beider Partner rar. Eine Schlüsselstudie diesbezüglich ist die von OBERRATH & BÖHNING-GAESE (2002). Sie fanden bei der Analyse eines Naturreservats westlich von Aachen (Deutschland) mit 24 myrmekochoren und 251 nicht-myrmekochoren Pflanzenarten heraus, dass die myrmekochoren Arten im Schnitt um 5,6 Wochen früher blühten als die nicht-myrmekochoren. Der Höhepunkt der Fruchtreife der Myrmekochoren war Anfang Juli und damit sogar um 7,1 Wochen früher als bei den Pflanzen mit anderen Ausbreitungssyndromen (Abb. 8). Diese Unterschiede konnten weder mit den phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Pflanzen in Zusammenhang gebracht werden, noch mit Wuchsform oder Habitatbedingungen, sondern lediglich mit der Art der Ausbreitung. Tatsächlich war auch die Ameisenaktivität im Untersuchungsgebiet von Mai bis Juli besonders hoch. Elaiosomen temperater myrmekochorer Arten sind bei im Frühsommer fruchtenden Arten zudem größer als bei Arten, die im Spätsommer fruchten und daher eine profitablere Futterquelle für die Larven der verbreitenden Ameisen (KRÜCKL 2001).

Bei *Formica polyctena* zum Beispiel nimmt der Futterbedarf im April rapide zu (HORSTMANN 1982), da in dieser Zeit – mit einem Höhepunkt im Mai – die Fütterung der Brut und die Produktion der Geschlechtstiere rapide zunimmt (KIRCHNER 1964). Zu dieser Zeit sind alternative Futterquellen, z.B. Insektenbeute noch rar. Im Sommer, wenn zusätzliche Futterquellen erschliessbar sind, nimmt die Attraktivität von myrmecochoren Diasporen deutlich ab (CULVER & BEATTIE 1978, GUITI-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Án & Garrido 2006) und futtersuchende Arbeiterinnen sind dann an anderen Futterquellen stärker interessiert, zum Beispiel an Schmetterlingslarven, die auf jungen Blättern zu finden sind (Ohkawara et al. 1997).

Außer einer jahreszeitlichen Synchronisierung, kann auch die Tageszeit der Samenentlassung aus der Frucht (z.B. einer Kapsel) mit dem Höhepunkt der Ameisenaktivität zusammenfallen. Bei *Viola nuttallii* (Turnbull & Culver 1983), *Euphorbia characias* (Espadaler & Gómez 1997), *Melampyrum lineare* und *Melampyrum silvaticum* (Gibson 1993), werden die Samen am Morgen entlassen, wenn auch die höchste Foragiertätigkeit der dort lebenden Ameisen zu beobachten ist. Die Aktivität potentieller samenraubender Nagetiere ist in der Nacht am höchsten, sodass sie die Hypothese formulierten, dass bei einer Samenentlassung am Morgen Samenraub stark vermindert wird, da den Ameisen genügend Zeit bleibt, um den Hauptteil der myrmekochoren Diasporen ins Nest zu tragen. Keimversuche an mitteleuropäischen Arten zeigten, dass die meisten untersuchten Arten im Licht und Dunkeln gleich häufig keimten und keinerlei Anforderungen an die Lichtbedingungen stellten (Krückl 2001).

Einfluss auf die Vegetationsdecke

Ameisen haben einen großen Einfluss auf die Zusammensetzung der Vegetationsdecke. Dies wird deutlich in Habitaten, in denen die heimischen Arten durch invasive Arten verdrängt werden. Ein Beispiel ist die argentinische Ameise *Linepithema humile*, die durch die Verdrängung der einheimischen Diasporenverbreiter für die Samen der Proteaceae eine Änderung der südafrikanischen Fynbos Vegetation bewirkt (Bond & Slingsby 1984, Christian 2001). In Kalifornien sind die Populationen von *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) aufgrund der Verdrängung der heimischen Ameisenfauna geschrumpft (Carney et. al. 2003) und im Mediterranraum wurde beobachtet, dass die Ausbreitung myrmekochorer Diasporen in Habitaten mit invasiven Ameisenarten von 50% auf 17% gefallen sind und dies nicht ohne Folgen für die Vegetationszusammensetzung bleiben kann (Gómez & Oliveras 2003).

Evolution des Phänomens

Die funktionellen Aspekte und die ökologische Bedeutung der Myrmekochorie haben viel Interesse gefunden, die Evolution des Syndroms „Ameisenverbreitung von Früchten und Samen“ ist bisher nur sehr spärlich untersucht worden. Pflanzen haben vielfältige adaptive Veränderungen erfahren, damit die Diasporen für Ameisen interessant sind, der Embryo selbst geschützt bleibt, Fruchtreife und Samenfall zeitlich an die Verfügbarkeit der mutualistischen Ameisen angepasst und die Keimungsbedingungen wenig spezialisiert sind. Das Auftreten myrmekochorer Diasporen in vielen verschiedenen Pflanzenfamilien und die große geographische Verbreitung lassen darauf schließen, dass die Myrmekochorie viele Male unabhängig entstanden ist. Allerdings gibt es kaum Daten um besser zu verstehen, welche evolutionäre Wechselspiele die Myrmekochorie herausgebildet haben. Das mag unter anderem daran liegen, dass die myrmekochoren Interaktionen ein ziemlich diffuser Mutualismus ohne starke Spezialisierung weder bei den Pflanzen noch bei den Ameisen sind (Bronstein et al. 2006). Die Reaktion der Ameisen auf myrmekochore Diasporen ist höchst variabel, nicht nur bei verschiedenen Ameisenarten sondern sogar bei der gleichen Art. Zudem scheint es auch bei den Diasporen verbreitenden Ameisenarten Spezialisten und Generalisten zu geben, die Diasporen mehr oder weniger effektiv vertragen (Giladi 2006). Vergleicht man die Anzahl der myrmekochoren Pflanzen weltweit, dann wird klar, dass wichtige ökologische Vorraussetzungen für die Evolution der Myrmekochorie in den Trockengebieten Australiens und Südafrikas zu finden sind. Der Schutz der Diaspore vor Trockenheit, Hitze und Buschfeuern durch den Eintrag in unterirdische Ameisennester übt offensichtlich einen nicht unerheblichen Selektionsdruck aus. Welche Faktoren in den gemäßigten Breiten eine Rolle spielen, bleibt noch zu untersuchen.

Zusammenfassende Betrachtung

Lange Zeit standen bei der Erforschung der Myrmekochorie die viel offensichtlicheren Vorteile für die Pflanzen im Vordergrund. Beattie (1983) schlug fünf Hypothesen vor, die den selektiven Vorteil für Pflanzen beschreiben: (1) Verminderung des Prädatorendrucks durch schnelles Vertragen der Diasporen in Ameisenbauten, (2) Verminderung der interspezifischen Konkurrenz um günstige Keimplätze, (3) Vermeidung von Samenklumpungen unter der Mutterpflanze, (4) Schutz der Diasporen vor Buschbränden in Trockengebieten durch Eintrag in Ameisennester, und (5) Fitnessvorteil für Keimlinge durch nährstoffreichen Boden in der Umgebung von Ameisennestern. Die beiden zuletzt genannten Vorteile sind bezeichnend für die Myrmekochorie, alle anderen gelten auch für andere Ausbreitungsarten.

Durch die Arbeiten der letzten Jahre ist klar geworden, dass nicht nur die Pflanzen durch die Myrmekochorie Vorteile haben, sondern auch die verbreitenden Ameisen. Das Elaiosom als qualitativ hochwertige Nahrungsquelle beeinflusst die Reproduktion von Arbeiterinnen oder Geschlechtstieren der verschiedenen Ameisenarten, die dem Netzwerk der Diasporenausbrei-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ter angehören. Die Anzahl der Larven in der Kolonie einerseits und alternative Futterressourcen andererseits scheinen daher auch zwei zentrale Faktoren zu sein, die die Ausbreitungseffizienz myrmekochorer Diasporen entscheidend beeinflussen.

Literatur

ARONNE G. & C.C. WILCOCK (1994): First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. — New Phytologist **124**: 781-788.

AULD T.D. (1986): Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (SM.) WILLD.: dispersal and the dynamics of the soil seed-bank. — Australian Journal of Ecology **11**: 235-254.

AULD T.D. & A.J. DENHAM (1999): The role of ants and mammals in dispersal and post-dispersal seed predation of the shrubs *Grevillea* (Proteaceae). — Plant Ecology **144**: 201-213.

BAIGES J.C., ESPADALER X. & C. BLANCHÉ (1991): Seed dispersal in W Mediterranean *Euphorbia* species. — Botanica Chronika **10**: 697-705.

BAS J.M. OLIVERAS J. & C. GÓMEZ (2007): Final seed fate and seedling emergence in myrmecochorous plants: Effects of ants and plant species. — Sociobiology **50**: 101-111.

BEATTIE A.J. (1983): Distribution of ant-dispersed plants. — Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg **7**: 249-270.

BEATTIE A.J. (1985): The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. — Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press: 1-182.

BEATTIE A.J. & D.C. CULVER (1981): The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forests. — Ecology **62**: 107-115.

BEATTIE A. & L. HUGHES (2002): Ant-plant interactions. — In: HERRERA C.M. & O. PELLMYR (Eds.): Plant-animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell Science Ltd., Oxford: 211-235.

BERG R.Y. (1975): Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. — Australian Journal of Botany **23**: 475-508.

BHATKAR A.P. & W.H. WHITCOMB (1970): Artificial diet for rearing various species of ants. — Fla. Entomol. **53**: 229-232.

BOESEWINKEL F.D. & F. BOUMAN (1984): The seed: structure. — In: JOHRI B.M. (Ed.): Embryology of angiosperms. Springer-Verlag, Berlin: 567-610.

BOND W.J. & P. SLINGSBY (1984): Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. — Ecology **65**: 1031-1037.

BOND W.J., YEATON R.I. & W.D. STOCK (1991): Myrmecochory in Cape fynbos. — In: C.H.D. CUTLER (Ed.): Ant-plant Interactions. Oxford University Press, Oxford: 448-462.

BONO J.M. & E.R. HEITHAUS (2002): Sex ratios and the distribution of elaiosomes in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. — Insectes Sociaux **49**: 320-325.

BOULAY R., CARRO F., SORIGUER R.C. & X. CERDA (2007b): Synchrony between fruit maturation and effective dispersers' foraging activity increases seed protection against seed predators. — Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences **274**: 2515-2522.

BOULAY R., COLL-TOLEDAN, J. & X. CERDA (2006): Geographic variations in *Helleborus foetidus* elaiosome lipid composition: Implications for dispersal by ants. — Chemoecology **16**: 1-7.

BOULAY R., COLL-TOLEDANO J., MANZANEDA A.J. & X. CERDA (2007a): Geographic variations in seed dispersal by ants: are plant and seed traits decisive? — Naturwissenschaften **94**: 242-246.

BOULAY R., FEDRIANI J.M., MANZANEDA A.J. & X. CERDA (2005): Indirect effects of alternative food resources in an ant-plant interaction. — Oecologia **144**: 72-79.

BRESINSKY A. (1963): Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten. — Bibliotheca Botanica **126**: 1-54.

BREW G.R., O'DOWD D.J. & J.D. RAE (1989): Seed dispersal by ants: behaviour releasing compounds in elaiosomes. — Oecologia **80:** 490-497.

BRONSTEIN J.L., ALARCON R. & M. GEBER (2006): The evolution of plant-insect mutualisms. — New Phytologist **172**: 412.

CARNEY S.E., BYERLEY M.B. & D.A. HOLWAY (2003): Invasive argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) in California, USA. — Oecologia **135**: 576-582.

CARROLL C.R. & D.H. JANZEN (1973): The ecology of foraging by ants. — Annual Review of Ecology and Systematics **4**: 231-258.

CHRISTIAN C.E. (2001): Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. — Nature **413**: 635-639.

CULVER D.C. & A.J. BEATTIE (1978): Myrmecochory in *Viola*: Dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia Species. — Journal of Ecology **66**: 53-72.

DADD R.H. (1973): Insect nutrition: current developments and metabolic implications. — Annual Review of Entomology **18**: 381-429.

DAVIDSON D.W. (1978): Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* MAYR) as a function of the competitive environment. — American Naturalist **112,** 523-532.

DAVIDSON D.W. (1982): Sexual selection in harvester ants (Hymenoptera: Formicidae: *Pogonomyrmex*). — Behavioral Ecology and Sociobiology **10**: 245-250.

DETRAIN C. & J. PASTEELS (2000): Seed preferences of the harvester ant *Messor barbarus* in a Mediterranean mosaic grassland. — Sociobiology **35**: 35-48.

DETRAIN C. & O. TASSE (2000): Seed drops and caches by the harvester ant *Messor barbarus*: do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? — Naturwissenschaften **87**: 373-376.

DUNN R.R., GOVE A.D., BARRACLOUGH T.G., GIVNISH T.J. & J.D. MAJER (2007): Convergent evolution of an ant-plant mutualism across plant families, continents, and time. — Evolutionary Ecology Research **9**: 1349-1362.

ESPADALER X. & C. GÓMEZ (1997): Soil surface searching and transport of *Euphorbia characias* seeds by ants. — Acta Oecologica-International Journal of Ecology **18**: 39-46.

FISCHER R.C., ÖLZANT S.M., WANEK W. & V. MAYER (2005): The fate of *Corydalis cava* elaiosomes within an ant colony of *Myrmica rubra*: Elaiosomes are preferentially fed to larvae. — Insectes Sociaux **52**: 55-62.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

FISCHER R.C., RICHTER A., HADACEK F. & V. MAYER (2008): Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. — Oecologia **155**: 539-547.

FOKUHL G., HEINZE J. & P. POSCHLOD (2007): Colony growth in *Myrmica rubra* with supplementation of myrmecochorous seeds. — Ecological Research **22**: 845-847.

GAMMANS N., BULLOCK J.M. & K. SCHONROGGE (2005): Ant benefits in a seed dispersal mutualism. — Oecologia **146**: 43-49.

GARRIDO J.L., REY P.J., CERDA X. & C.M. HERRERA (2002): Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): Are ant community composition and diaspore traits correlated? — Journal of Ecology **90**: 446-455.

GIBSON W. (1993): Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants. 1. Favorable nest sites. — Oikos **67**: 334-344.

GILADI I. (2006): Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. — Oikos **112:** 481-492.

GÓMEZ C. & X. ESPADALER (1997): Biogeografia dels generes de formigues dispersants de llavors. — Ses. Entomol. ICHN-SCL **IX**: 143-150.

GÓMEZ C. & X. ESPADALER (1998a): Seed dispersal curve of a Mediterranean myrmecochore: influence of ant size and the distance to nests. — Ecological Research **13**: 347-354.

GÓMEZ C. & X. ESPADALER (1998b): Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. — Journal of Biogeography **25**: 573-580.

GÓMEZ C. & J. OLIVERAS (2003): Can the Argentine ant (*Linepithema humile* MAYR) replace native ants in myrmecochory? — Acta Oecologica-International Journal of Ecology **24**: 47-53.

GORB E.V. & S.N. GORB (2000): Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *Chelidonium majus* and *Viola odorata* seeds carried by *Formica polyctena* ants. — Ecological Research **15**: 187-192.

GORB E.V. & S.N. GORB (2003): Seed dispersal by ants in a deciduous forest ecosystem. — Mechanisms, strategies, adaptations. Dordrecht: Kluwer Academic Press: 1-225.

GORB S.N. & E.V. GORB (1995): Removal rates of seeds of five myrmecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). — Oikos **73**: 367-374.

GORB S.N. & E.V. GORB (1999a): Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* FOERST.): Implications for distance dispersal. — Acta Oecologica-International Journal of Ecology **20**: 509-518.

GORB S.N. & E.V. GORB (1999b): Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in Eastern Europe. — Oikos **84**: 110-118.

GÖSSWALD K. & W. KLOFT (1956): Untersuchungen über die Verteilung von radioaktiv markiertem Futter im Volk der kleinen roten Waldameise (*Formica rufopratensis minor*). — Waldhygiene **1**: 200-202.

GUITIÁN J. & J.L. GARRIDO (2006): Is early flowering in myrmecochorous plants an adaptation for ant dispersal? — Plant Species Biology **21**: 165-171.

GUNTER R.W. & J. LANZA (1989): Variation in attractiveness of *Trillium* diaspores to a seed-dispersing ant. — American Midland Naturalist **122**: 321-328.

HAGEN K.S., DADD R.H. & J. REESE (1984): The food of Insects. — In: HUFFAKER C.B. & R.L. RAAB (Eds.): Ecological entomology. Wiley & Sons, New York: 79-111.

HANDEL S.N. (1976): Dispersal ecology of *Carex pedunculata* (Cyperaceae), a new North American myrmecochore. — American Journal of Botany **63**: 1071-1079.

HASKINS C.P. & E.F. HASKINS (1950): Notes on the biology and social behaviour of the archaic Ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. — Annals of the Entomological Society of America **43**: 461-491.

HEREDIA A. & C. DETRAIN (2005): Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. — Behavioural Processes **70**: 289-300.

HÖLLDOBLER B. & E.O. WILSON (1990): The ants. — Cambridge, Mass.: Belknap University Press: 1-732.

HORSTMANN K. (1982): Die Energiebilanz der Waldameisen (*Formica polyctena* FOERSTER) in einem Eichenwald. — Insectes Sociaux **29**: 402-421.

HORVITZ C.C. & A.J. BEATTIE (1980): Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. — American Journal of Botany **67**: 321-326.

HOWARD D.F. & W.R. TSCHINKEL (1981): The flow of food in colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. — Physiological Entomology **6** (3): 297-306.

HUGHES L. & M. WESTOBY (1992): Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. — Ecology **73**: 1300-1312.

HUGHES L., WESTOBY M. & E. JURADO (1994): Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. — Functional Ecology **8**: 358-365.

KASPARI M. (1996): Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. — Oecologia **105**: 397-404.

KIRCHNER W. (1964): Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffspeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (Gen. *Formica*). — Zoologische Jahrbücher (Physiologie) **71**: 1-71.

KRÜCKL, B. (2001): Untersuchungen an elaiosomtragenden Diasporen myrmekochorer Pflanzen Mitteleuropas. — Diplomarbeit Universität Wien: 1-93.

LANGE R. (1967): Die Nahrungsverteilung unter den Arbeiterinnen des Waldameisenstaates. — Zeitschrift für Tierpsychologie **24**: 513-545.

MARK S. & J.M. OLESEN (1996): Importance of elaiosome size to removal of ant-dispersed seeds. — Oecologia **107**: 95-101.

MARSHALL D.L., BEATTIE A.J. & W.E. BOLLENBACHER (1979): Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. — Journal of Chemical Ecology **5**: 335-344.

MAYER V. & E. SVOMA (1998): Development and function of the elaiosome in Knautia (Dipsacaceae). — Botanica Acta **111**: 402-410.

MAYER V.E., ÖLZANT S.M. & R.C. FISCHER (2005): Myrmecochory in temperate regions. — In: FORGET P.-M., LAMBERT J.E., HULME P.E. & S.B. VANDER WALL (Eds.): Seed Fate: Predation, and Dispersal and Seedling Establishment. CABI Publishing: 175-195.

MENDOZA R.G. & G. CASTAÑO-MENESES (2007): Selected foraging activity of *Camponotus rubrithorax* (Hymenoptera: Formici-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

dae) in the Zapotitlán Salinas Valley, Puebla, Mexico. — Sociobiology **50**: 435-448.

MILEWSKI A.V. & W.J. BOND (1982): Convergence of myrmecochory in mediterranean Australia and South Africa. — In: BUCKLEY R.C. (Ed.): Ant-plant interactions in Australia. The Hague, Dr W. Junk.: 89-98

MORALES M.A. & E.R. HEITHAUS (1998): Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. — Ecology **79**: 734-739.

NAKANISHI H. (1994): Myrmecochorous adaptations of *Corydalis* species (Papaveraceae) in Southern Japan. — Ecological Research **9**: 1-8.

NESS J.H., BRONSTEIN J.L., ANDERSEN A.N. & J.N. HOLLAND (2004): Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: Implications of small-ant invasions. — Ecology **85**: 1244-1250.

OBERRATH R. (2000): Seed dispersal by ants and its consequences for the phenology of plants. — Ph.D. thesis, Rheinisch Westfälische Technische Hochschule Aachen, Aachen, Germany: 1-81.

OBERRATH R. & K. BÖHNING-GAESE (2002): Phenological adaptation of ant-dispersed plants to seasonal variation in ant activity. — Ecology **83**: 1412-1420.

OHKAWARA K., HIGASHI S. & M. OHARA (1997): The evolution of ant-dispersal in a spring-ephemeral *Corydalis ambigua* (Papaveraceae): Timing of seed fall and effects of ants and ground beetles. — Ecography **20**: 217-223.

OOSTERMEIJER J.G.B. (1989): Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* FORSTER in a Dutch dune area. — Oecologia **78**: 302-311.

PASSOS L. & P.S. OLIVEIRA (2002): Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. — Journal of Ecology **90**: 517-528.

PFEIFFER M., NAIS J. & K.E. LINSENMAIR (2004): Myrmecochory in the Zingiberaceae: Seed removal of *Globba franciscii* and *G. propinpua* by ants (Hymenoptera-Formicidae) in rain forests on Borneo. — Journal of Tropical Ecology **20**: 705-708.

PIZO M.A. & P.S. OLIVEIRA (1998): Interaction between ants and seeds of a non-myrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the atlantic forest of Southeast Brazil. — American Journal of Botany **85**: 669-674.

PUDLO R.J., BEATTIE A.J. & D.C. CULVER (1980): Population consequences of changes in an ant-seed mutualism. — Oecologia **146**: 32-37.

RETANA J. & X. CERDA (1994): Worker size polymorphism conditioning size matching in two sympatric seed-harvesting ants. — Oikos **71**: 261-266.

RODGERSON L. (1998): Mechanical defense in seeds adapted for ant dispersal. — Ecology **79**: 1669-1677.

SERNANDER R. (1906): Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar **41**: 1-409.

SERVIGNE P. & C. DETRAIN (2008): Ant-seed interactions: combined effects of ant and plant species on seed removal patterns. — Insectes Sociaux **55**: 220-230.

SERVIGNE P. (2008): Etude expérimentale et comparative de la myrmécochorie : le cas des fourmis dispersatrices *Lasius niger* et *Myrmica rubra*. — Ph. D. thesis. Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences: 1-182.

SKIDMORE B.A. & E.R. HEITHAUS (1988): Lipid cues for seed-carrying by ants in *Hepatica americana*. — Journal of Chemical Ecology **14**: 2185-2196.

SORENSEN A.A., BUSCH T.M. & S.B. VINSON (1983): Behaviour of worker subcastes in the fire ant *Solenopsis invicta*, in response to proteinaceous food. — Physiological Entomology **8**: 83-92.

TEVIS L. (1958): Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (MAYR) and some desert ephemerals. — Ecology **39**: 695-704.

TURNBULL C.L. & D.C. CULVER (1983): The timing of seed dispersal in *Viola nuttallii*: attraction of dispersers and avoidance of predators. — Oecologia **59**: 360-365.

VINSON S.B. (1968): The distribution of an oil, carbohydrate and protein food source to members of the imported fire ant colony. — Journal of Economic Entomology **61**: 712-714.

WESTOBY M. & B. RICE (1981): A note on combining two methods of dispersal-fordistance. — Australian Journal of Ecology **6**: 189-192.

WHITNEY K.D. (2002): Dispersal for distance? *Acacia ligulata* seeds and meat ants *Iridomyrmex viridiaeneus*. — Austral Ecology **27**: 589-595.

WILLOTT S.J., COMPTON S.G. & L.D. INCOLL (2000): Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. — Oecologia **125**: 35-44.

WOLFF A. & M. DEBUSSCHE (1999): Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field Succession. — Oikos **84**: 443-452.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Veronika MAYER
Dept. für Palynologie und Strukturelle Botanik
FZ für Biodiversitätsforschung, Universität Wien
Rennweg 14
A-1030 Wien
Austria
E-Mail: veronika.mayer@univie.ac.at